Vestnik zoologii, **35**(4): 59–68, 2001

УДК 594.141

МОРФОЛОГИЯ И НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ГЛОХИДИЕВ МОЛЛЮСКОВ РОДА *BERINGIANA* (BIVALVIA, UNIONIDAE) КАМЧАТКИ И СЕВЕРНЫХ КУРИЛ

Е. М. Саенко, М. Б. Шедько, С. К. Холин

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, пр. 100 лет Владивостоку, 159, Владивосток, 690022 Россия
E-mail: zoology@eastnet.febras.ru

Получено 7 июля 2000

Морфология и некоторые особенности биологии глохидиев моллюсков рода *Beringiana* (Bivalvia, Unionidae) Камчатки и Северных Курил. Саенко Е. М., Шедько М. Б., Холин С. К. — Проведено исследование морфологии глохидиев *Beringiana beringiana*, *B. youkonensis*, *B. compressa*, *Beringiana* sp. на световом и сканирующем электронном микроскопах. Установлено, что количественные признаки морфологии глохидиев, полученные с помощью светового микроскопа, не могут быть использованы для диагностики видов внутри рода *Beringiana*. В то же время сканирующий электронный микроскоп позволил выявить межвидовые различия: разницу в количестве или порядке расположения макрошипов на крючке (показано для *B. beringiana*, *B. youkonensis* и *Beringiana* sp.), а также различия в морфологии внешней поверхности створок глохидиев (показано для всех изученных групп беззубок). Получены первые данные по глохидиозу рыб для *B. youkonensis* из бассейна оз. Азабачье (Камчатский п-ов): выявлены рыбы-хозяева, места локализации глохидиев на их теле, сроки заражения.

Ключевые слова: морфология глохидия, глохидиоз, рыбы-хозяева, интенсивность заражения, экстенсивность заражения, *Beringiana beringiana, B. youkonensis, B. compressa*.

Morphology and Feature of Bionomics of Glochidia Mollusks of the Genus *Beringiana* (Bivalvia, Unionidae) of Kamchatka and Northern Kuriles. Saenko E. M., Shed'ko M. B., Kholin S. K. — The morphologies of *Beringiana beringiana, B. youkonensis, B. compressa and Beringiana* sp. glochidia were investigated using both light and scanning electron microscopy. The quantitative features observed by light microscopy do not distinguish species, while the scanning electron microscope gives some diagnostic characters for species differentiation (the order and number of the hook macrospines for *B. beringiana, B. youkonensi* and *Beringiana* sp.; morphology of the outer surface of the glochidial valves for all investigated groups of the bivalves). The first data on fish glochidiosis caused by *B. youkonensis* from Azabachye Lake basin (Kamchatka Peninsula) are presented, including information on fish hosts, glochidia localization on fish bodies, and period of infection.

Key words: morphology of glochidium, glochidiosis, fish hosts, incidence and intensity of glochidial attachment, *Beringiana beringiana, B. youkonensis, B. compressa.*

Введение

Род *Beringiana* Starobogatov in Zatravkin, 1983 в оригинальном понимании включает в себя 3 вида беззубок, ранее относимых к роду *Anodonta* Lamark, 1799. Два вида — *B. beringiana* (Middendorff, 1851) и *B. youkonensis* (Lea, 1867) — на территории России были известны с Камчатки, Чукотки и севера Магаданской области. Недавно с о-ва Парамушир (северные Курильские о-ва) описан еще один вид — *B. compressa* Sayenko et Bogatov, 1998 (Саенко, Богатов, 1998 б).

Индивидуальное развитие у видов этого рода, как и у остальных представителей семейства Unionidae, протекает с образованием своеобразной личинки — глохидия, определенное время паразитирующей на рыбе. Сведения по биологии моллюсков *Beringiana* и морфологии их глохидиев весьма малочисленны, а данные о встречаемости глохидиев *Beringiana* у рыб (глохидиозе) касаются лишь водоемов Аляски и Камчатки.

Для ряда родов беззубок показано, что использование только светового микроскопа часто не позволяет выделить видоспецифичные характеристики глохидиев, но достаточно для их определения на уровне рода и выше (Wiles, 1975; Саенко, 1999 б; и др.). В то же время известно, что применение сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) дает возможность увидеть существенные межвидо-

вые отличия в строении глохидиев, что было показано для североамериканских *Beringiana* и родственных им беззубок (Rand, Wiles, 1982; Hoggarth, 1988; Hoggarth, 1999; Sayenko, Ohara, in press).

Впервые описание глохидия *B. beringiana* (=*Anodonta beringiana*) приведено в работе С. Инаба (Inaba, 1941). Однако тот факт, что глохидии были выделены из моллюсков, собранных на о-ве Кунашир (южные Курильские о-ва), где, по последним данным, встречаются только представители рода *Kunashiria* Star. in Zatr., 1983 (Bogatov et al., 1999; Саенко, 1999 а; Саенко, Богатов, 1998 а; Sayenko, Ohara, in press), заставляют сомневаться в правильности определения этого материала. Поэтому первым достоверным, хотя и весьма схематичным, описанием глохидия *B. beringiana* следует считать работу О. Коупа (Cope, 1959), в которой указаны также виды рыб-хозяев глохидиев берингиан для бассейна р. Оттер (Аляска) и места локализации глохидиев на их теле. Так, у трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 глохидии были отмечены на плавниках, жабрах, коже и во рту, а у молоди лососевых *Oncorhynchus tshawytcha* (Walbaum, 1792) и *O. nerka* (Walbaum, 1792) — на плавниках, коже и во рту. Позже было проведено подробное исследование глохидиев *B. beringiana* с п-ова Кенай (Аляска) с помощью СЭМ (Hoggarth, 1988, 1999).

Первое описание морфологии глохидиев *B. youkonensis* из оз. Элергытгын (юг Чукотки) приводится в работе Л. А. Антоновой и Я. И. Старобогатова (1988). На Камчатке в бассейне р. Паратунка глохидии *B. youkonensis* (=*Anodonta youkonensis*) были обнаружены на девятииглой колюшке *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758) (Коновалов, 1971), единично у молоди нерки и кижуча *Oncorhynchus kisutsch* (Walbaum, 1792) (Карманова, 1998), а в бассейне р. Камчатка — у гольцов *Salvelinus malma* (Walbaum, 1792) и трехиглой колюшки (Коновалов, 1971; Буторина, 1980; Пугачев, 1984).

При описании *B. compressa* авторами была приведена краткая характеристика глохидиев (Саенко, Богатов, 1998 б). Данных по зараженности рыб глохидиями этого вида нет. Для беззубок *B. taranetzi* (Shadin, 1938) с о-ва Сахалин исследования по биологии, морфологии глохидиев и глохидиозу рыб не проводили.

Материал и методы

Материалом для работы по изучению морфологии глохидиев *Beringiana* послужили сборы моллюсков *B. beringiana*: 8 экз. — оз. Пернатое, о-в Парамушир, сев. Курильские о-ва, 16.08.1997 (Саенко); *B. youkonensis*: 1 экз. — оз. Азабачье, Камчатка, 08.1988 (Шедько); 10 экз. — бас. оз. Азабачье, 17.09.1998 (Шедько); 5 экз. — оз. Красиковское, Камчатка, 20.09.1998 (Шедько); 4 экз. — бас. р. Камчатка, Камчатка, 21.09.1998 (Шедько); 1 экз. — оз. Чистое, бас. р. Ола, Тауйская губа, побережье Охотского моря, 8.08.1997 (Агапов); 1 экз. — оз. Явинское, Камчатка, 28.07.1999 (Саенко); *B. compressa*: 1 паратип — оз. Пернатое, о-в Парамушир, сев. Курильские о-ва, 3.08.1996 (Прозорова, Саенко, Шубин); *Beringiana* sp.: 3 экз. — оз. Пернатое, о-в Парамушир, сев. Курильские о-ва, 3.08.1996 (Прозорова, Саенко, Шубин). Пробы взрослых моллюсков и глохидиев хранятся в коллекции Биолого-почвенного института ДВО РАН (Владивосток).

Взрослые раковины определялись как по совокупности конхологических признаков, характерных для данных видов, так и по кривым фронтального сечения с помощью компараторного метода (Затравкин, Богатов, 1987; Логвиненко, Старобогатов, 1971; Скарлато и др., 1990). Как *Beringiana* sp. обозначена выборка из оз. Пернатое (о-в Парамушир), по кривизне фронтального сечения раковин взрослых моллюсков занимающая промежуточное положение между видами *B. beringiana* и *B. youkonensis*.

Зрелые глохидии измерялись с помощью светового микроскопа (не менее 25 глохидиев из каждой взрослой особи), в соответствии со стандартными методиками (Kondo, Yamashita, 1980; Антонова, 1986; и др.). В нашей работе использовались следующие характеристики: длина глохидия (L), высота глохидия (H), длина крючка (*hook*), длина лигамента (*lig*). Кроме того, высчитывались такие общепринятые индексы, как H/L, *lig/L*, *hook/H*.

С помощью СЭМ была изучена морфология глохидиев *B. beringiana*, *B. compressa* и *Beringiana* sp. с о-ва Парамушир, по 1—3 глохидия каждого вида. Применялись в основном методы фиксации и подготовки глохидиев к работе на световом и сканирующем электронном микроскопах, предложенные в работах Хоггарта (Hoggarth, 1988, 1999) и Квон с соавторами (Kwon et al., 1993), т. к. методика мацерирования (Антонова, Старобогатов, 1988) часто приводит к деформации и даже потере крючков.

Фотографии глохидиев *B. youkonensis* получены и обработаны с помощью компьютерной программы Otolith Daily Ring Measurement System на световом микроскопе Olympus.

Статистический анализ полученных в результате измерений глохидиев данных проведен с помощью программы STATISTICA for WINDOWS, V. 5.0.

С целью изучения глохидиоза с июня по сентябрь 1998 г. отловлено 504 экз. рыб как в оз. Азабачьем, так и в протоке, соединяющей озеро с р. Камчатка. Для уточнения видового определения обнаруженные на рыбе глохидии сравнивали с личинками, извлеченными из наружных полужабр моллюсков *B. youkonensis*, обитающих в тех же водоемах.

Результаты и обсуждение

Морфология глохидиев моллюсков рода *Beringiana*. Глохидии моллюсков рода *Beringiana* относятся к так называемому анодонтоидному типу. Их раковины слабо асимметричные, т. е. расстояния от макушки до наиболее удаленных точек переднего и заднего краев почти равны, однако передний край более выпуклый (рис. 1; 2, *в*). Прикрепительный аппарат — в виде крупного, стилетообразного крючка, усаженного шипиками разной величины (рис. 2, *а*, *б*; 3).

В таблице 1 дана морфометрическая характеристика глохидиев изученных видов. Пределы индивидуальной изменчивости изученных видов по стандартным промерам в значительной степени перекрываются, поэтому провести их надежное разделение по какому-либо из мерных признаков невозможно, однако в отдельных случаях межвидовые различия по средним значениям признаков достоверны ($P<0,05$). Например, *B. youkonensis*, имеющий относительно мелкие

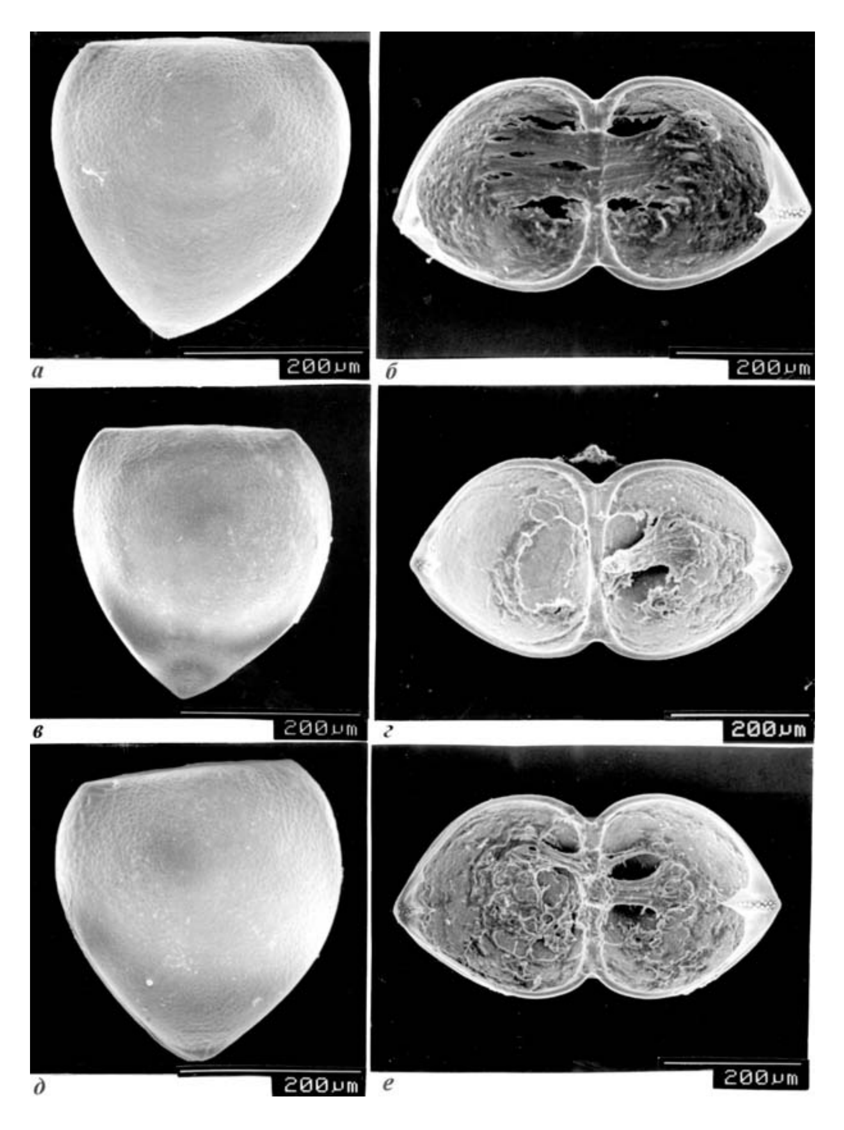


Рис. 1. Внешний вид глохидия: *а, б* — *Beringiana beringiana*; *в, г* — *B. compressa*; *д, е* — *Beringiana* sp. Сканирующий электронный микроскоп.

Fig. 1. Lateral view of glochidium: *а, б* — *Beringiana beringiana*; *в, г* — *B. compressa*; *д, е* — *Beringiana* sp. Scanning electron microscopy.

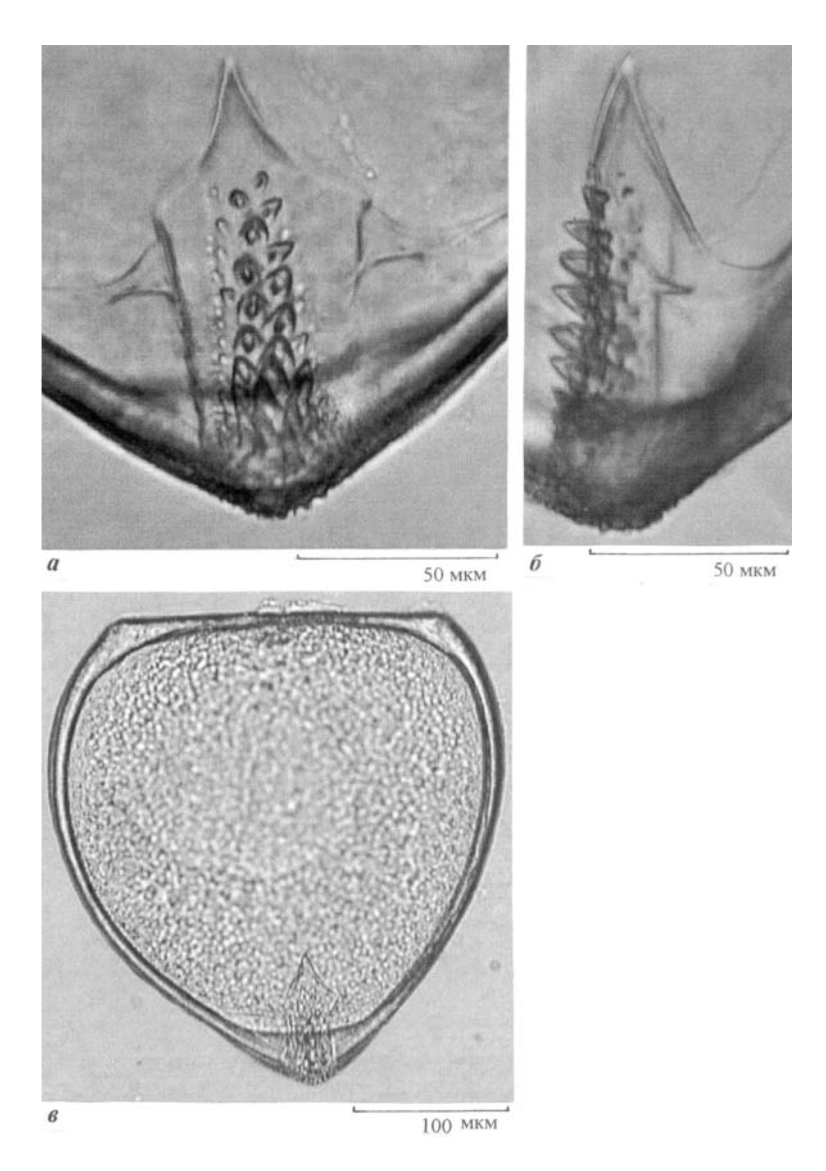


Рис. 2. Глохидий *Beringiana youkonensis*: *а* — крючок, вид спереди; *б* — крючок, вид сбоку; *в* — глохидий. Световой микроскоп.

Fig. 2. Glochidium of *Beringiana youkonensis*: *а* — hook, frontal view; *б* — hook, lateral view; *в* — glochidium. Light microscopy.

раковины глохидиев (рис. 1), достоверно отличается от *B. compressa* и *B. beringiana* по всем 4 признакам.

Средние значения отношений использованных мерных признаков у исследованных видов (например, соотношения высоты раковины и длины лигамента; рис. 4) статистически достоверно не различаются. По этой причине индексы не учитывались в дальнейшем статистическом анализе.

Статистическая обработка данных с помощью дискриминантного анализа (ДА) была проведена для выяснения возможной совокупной прогностической ценности признаков (Афифи, Эйзен, 1982). Поскольку только у одного экземпляра из выборки глохидиев вида *B. compressa* удалось измерить все 4 признака (у большинства глохидиев данного вида произошла деформация или потеря крючков при мацерировании), в первый вариант ДА были включены 3 признака — *H*, *L* и *lig*, измеренные у всех 4 видов. В этом случае вероятность отнесения

Таблица 1. Мерные признаки глохидиев рода *Beringiana*, мкм

Table 1. Measurements of the glochidia of the genus *Beringiana*, μm

Вид	*H*	*L*	*lig*	*hook*
B. compressa	299,9–335,6 316,5±1,9	292,7–307,0 302,2±1,9	214,2–249,9 223,0±2,1	85,7–107,1 100,0±1,8
B. beringiana	285,6–321,3 305,6±2,5	299,9–321,3 307,0±1,8	214,2–249,9 233,6±2,0	92,8–107,1 98,7±1,6
B. youkonensis	278,5–307,0 296,3±1,6	278,5–307,0 291,8±1,6	199,9–221,3 211,9±1,4	85,7–100,0 92,2±1,0
Beringiana sp.	285,6–335,6 304,0±3,1	285,6–328,4 304,8±2,4	207,1–242,8 222,1±1,6	85,7–100,0 92,6±1,5

Примечание. *H* — высота глохидия; *L* — длина глохидия; *lig* — длина лигамента; *hook* — длина крючка. Над чертой — пределы изменчивости признака, под чертой — среднее значение и стандартная ошибка.

классифицируемых объектов (глохидии) к своему виду на основе полученных дискриминантных функций была относительно низкой (50–60% правильных классификаций). Во втором варианте включение в анализ длины крючка (при исключении по указанной выше причине вида *B. compressa*) значимо не повысило надежность классификации (55–70%). Далее, используя процедуру пошагового ДА, были выделены статистически наиболее значимые для дискриминации объектов признаки. Такими признаками оказались *H* и *lig*. Классификация на основе дискриминантных функций по этим 2 признакам дала достаточно высокую степень дискриминации между видами *B. beringiana* и *B. youkonensis* (85–95% правильных классификаций); при этом следует учесть, что анализируются выборки *B. youkonensis* с Камчатки, а *B. beringiana* — с о-ва Парамушир. Разделение данных видов по размерам иллюстрирует рисунок 4.

Несмотря на обнаруженные различия, следует признать, что видовое определение глохидиев рода *Beringiana* по мерным признакам недостаточно надежно. Однако представляется необходимой проверка этого вывода на основе более обширного статистического материала.

Более надежные видовые диагностические признаки глохидиев выявлены с помощью СЭМ, что подтверждают данные американских авторов (Hoggarth, 1988, 1999). Сравнение фотографий глохидиев *B. beringiana* с о-ва Парамушир (наши данные) и Аляски (Hoggarth, 1988: fig. 13, *d–f*; 1999: fig. 6, *d–f*) показало сходство расположения микростилетов на крючке: 2 неравномерных ряда шипов, не доходящих до дистального конца крючка. Крупные шипы (их не более 13) окружены мелкими шипиками, особенно на латеральном крае крючка; дистальная часть прикрепительного аппарата без микрошипиков (рис. 3, *а*, *б*).

Такой же порядок расположения шипиков на крючке выявлен нами у глохидиев *B. youkonensis* (рис. 2). Сильно загнутые крючки, отмеченные для данного вида Л. А. Антоновой и Я. И. Старобогатовым (1988: рис. 10) являются результатом деформации и не могут служить, по нашему мнению, видовым признаком. Как уже упоминалось выше, подобная деформация — весьма частое явление при применении методики мацерирования глохидиев. Максимальная высота шипов — 10 мкм, при этом крупных микростилетов на крючке несколько больше — по крайней мере 18 (рис. 2, *а*, *б*).

Крючок глохидия *Beringiana* sp. характеризуется другим порядком расположения шипов, отличающим данную группу как от *B. beringiana*, так и от *B. youkonensis*: микростилеты, идущие двумя неравномерными рядами от латерального края, на дистальном конце крючка становятся однорядными. При этом крупных шипов на крючке не более 15, их максимальная высота 14 мкм (рис. 3, *в–д*). Как уже отмечалось выше, подробное изучение строения крючка у *B. compressa* оказалось невозможным вследствие сильной деформации при мацерировании.

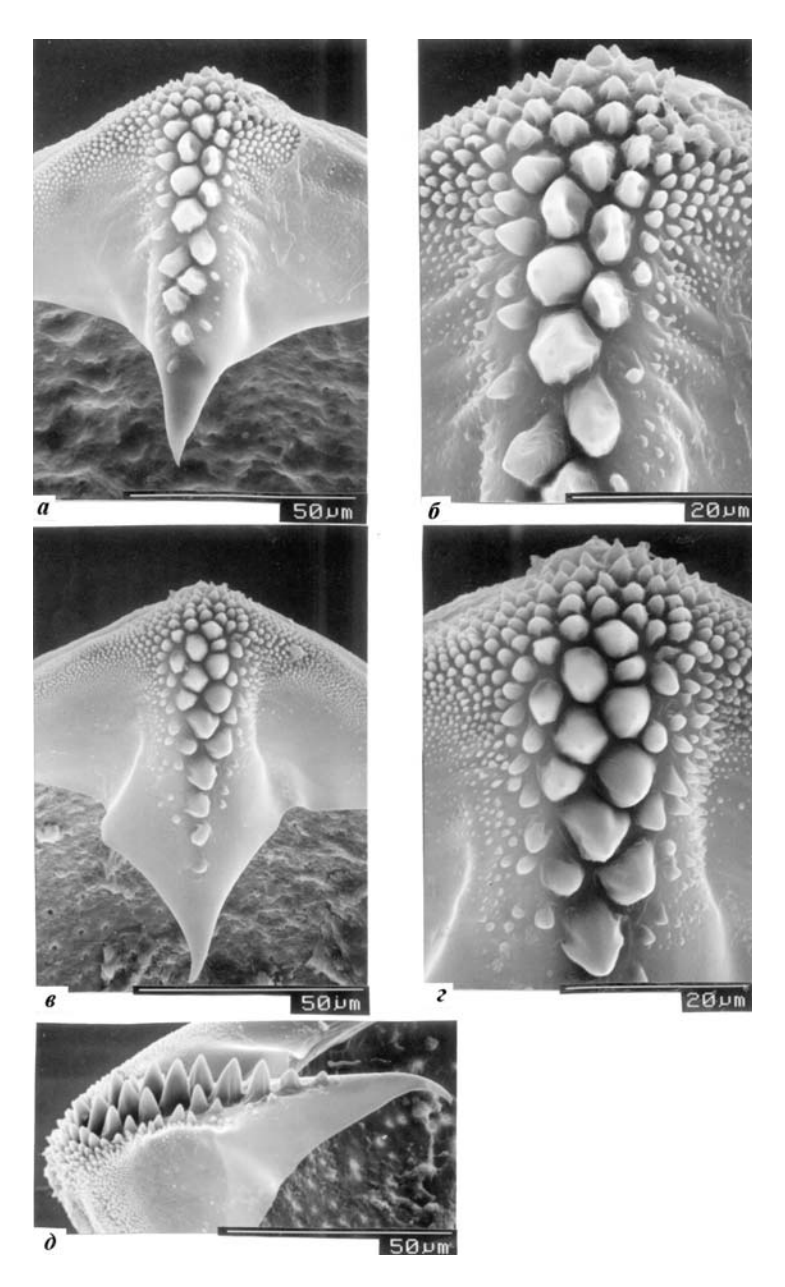


Рис. 3. Крючки глохидиев *Beringiana*: *а, б* — *B. beringiana*, вид спереди; *в, г* — *Beringiana* sp., вид спереди; *д* — *Beringiana* sp., вид сбоку. Сканирующий электронный микроскоп.

Fig. 3. Glochidial hooks of *Beringiana*: *а, б* — *B. beringiana*, frontal view; *в, г* — *Beringiana* sp., frontal view; *д* — *Beringiana* sp., lateral view. Scanning electron microscopy.

Ни у одной из изученных нами групп *Beringiana* не наблюдалась своеобразная скульптурированность створок глохидиев в виде незамкнутых колец, отмеченная у североамериканских *B. beringiana* (Hoggarth, 1988: fig. 13, *а*; 1999: fig. 6, *а*). Однако сравнение наружной поверхности створок *Beringiana* sp. и *B. compressa* показало различие в их строении (рис. 5). Так, размеры пор у *B. youkonensis* и *B. compressa* относительно невелики (0,9—1,4 и 1,1—1,6 мкм соответственно), у глохидиев *Beringiana* sp. они значительно крупнее — 1,6—2,2 мкм. Показатель плотности пор (их количество на единицу площади) в центральной части глохидиальной створки также оказался различным: 35—40 пор

Таблица 2. Зараженность глохидиями *Beringiana youkonensis* рыб бассейна оз. Азабачье

Table 2. Incidence of fish infection caused by *Beringiana youkonensis* glochidia in Azabachye Lake basin

Вид		Дата	*N*	*n*	*Э*, %	*I*
Gasterosteus aculeatus	жилая	12.06	26	15	57,7	23–80
		25.07	25	20	80,0	19–115
	проходная	12.06	25	6	24,0	4–11
		19.07	30	8	26,6	1–2
Pungitus pungitus		12.06	30	1	0,3	2
		19.07	30	3	10,0	2–4
		24.07	30	4	13,3	2–6
		12.08	25	0	–	–
Hypomesus olidus (жилая)	озеро	24.07	30	0	–	–
	протока	19.08	30	9	30,0	1–7
Oncorhynchus kisutsch		14.06	30	2	6,7	0–1
		8.09	10	0	–	–
O. nerka		31.07	20	0	–	–
	озеро	14.06	18	0	–	–
	протока	20.06	30	3	10,0	3–5
		28.06	30	0	–	–
		19.08	30	1	3,3	1
		8.09	10	0	–	–
Salvelinus malma (жилая)		20.07–10.08	15	7	46,7	1–11
S. albus (жилая)		29.07–10.08	15	4	26,7	3–8
S. leucomaenis		15.07–10.08	15	3	20,0	1–5

Примечание. *N* — количество исследованных рыб; *n* — количество зараженных рыб; *Э* — экстенсивность заражения (количество зараженных рыб от общего количества вскрытых рыб); *I* — интенсивность заражения (предельные значения количества глохидиев на рыбу).

Таблица 3. Зараженность глохидиями *Beringiana youkonensis* рыб бассейна р. Камчатка (литературные данные)

Table 3. Incidence of fish infection caused by *Beringiana youkonensis* glochidia in the Kamchatka River basin (literature data)

Вид	*N*	*n*	*Э*, %	*I*	Автор
Salvelinus albus (проходная)	13	*	23,0	*	Буторина, 1980
S. leucomaenis (проходная)	10	*	20,0	*	Буторина, 1980
S. malma (жилая)	6	5	83,3	8–56	Пугачев, 1984
S. malma (проходная)	9	2	22,2	1–6	Пугачев, 1984
S. leucomaenis	5	2	40,0	1–2	Пугачев, 1984

Примечание. * — данные неизвестны; *N* — количество исследованных рыб; *n* — количество зараженных рыб; *Э* — экстенсивность заражения; *I* — интенсивность заражения.

на 1000 мкм^2 у *B. youkonensis*, 48–51 пор/1000 мкм^2 у *B. compressa*, 32–36 пор/1000 мкм^2 у *Beringiana* sp., 22–25 пор/1000 мкм^2 у *B. beringiana*. Данные по последнему виду взяты нами из работ М. Хоггарта (Hoggarth, 1988, 1999). Следует отметить, что из-за недостаточности материала, изученного с помощью СЭМ (как отмечено выше, рассматривались 1–3 глохидия для каждого вида), нами не проводилась статистическая обработка последних данных. Такое исследование, безусловно, необходимо для подтверждения достоверности нашего вывода о наличии межвидовых различий по величине и плотности пор. Следует отметить, что различие в тонком строении наружной поверхности створок ранее уже было доказано для ряда видов *Anodonta* (Giusti, 1973; Rand, Wiles, 1982; и др.) и *Kunashiria* (Sayenko, Ohara, in press).

Глохидиоз рыб, вызываемый моллюсками *B. youkonensis*. В ходе наших исследований было установлено, что в бассейне оз. Азабачье хозяевами для глохидиев *B. youkonensis*, кроме уже известных гольцов и трехиглой колюшки (Коновалов, 1971; Буторина, 1980; Пугачев, 1984), являются девятииглая ко-

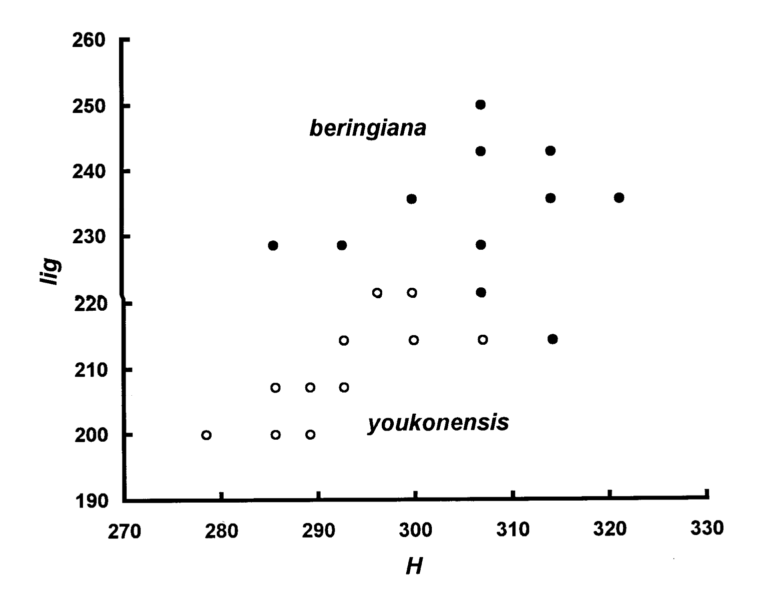


Рис. 4. Соотношение высоты раковины (*H*) и длины лигамента (*lig*) глохидиев *Beringiana beringiana* и *B. youkonensis*, мкм.

Fig. 4. Relation between shell height (*H*) and length of ligament (*lig*) for glochidia of *Beringiana beringiana* and *B. youkonensis*, μm.

люшка, молодь нерки и кижуча, а также малоротая корюшка *Hypomesus olidus* (Pallas, 1814). При этом основным местом локализации глохидиев у рыб являются жабры (табл. 2—3).

Наиболее высокие значения показателей зараженности отмечены нами у жилой формы трехиглой колюшки (морфа *leurus*) (экстенсивность до 80% при интенсивности 19—115 глохидиев на рыбу) и у туводной формы *Salvelinus malma* (экстенсивность до 70% при интенсивности 1—56 глохидиев на рыбу). Молодь лососей оказалась зараженной единично (табл. 2).

Часто на интенсивность инвазии влияет еще и явление специфического антагонизма между паразитами одного хозяина, например между веслоногими ракообразными из семейства Ergasilidae и глохидиями Unionidae. Как утверждает К. Вильсон (Wilson, 1911), при сильном заражении рыб глохидиями паразитические рачки рода *Ergasilus* Nordmann, 1832 отсутствуют, и наоборот. Однако О. Коуп (Cope, 1959) установил, что и при высокой зараженности глохидиями *B. beringiana* зараженность рыб рачками *E. turgidus* Fraser, 1920 оставалась также высокой.

Для бассейна оз. Азабачье характерно неравномерное распределение моллюсков *B. youkonensis*: обилие беззубок в протоке и приустьевой зоне озера и их отсутствие в открытой части водоема. Данный факт, а также возможность антагонизма между глохидиями *B. youkonensis* и рачками *E. auritus* Markewitsch, 1940 позволяют объяснить отсутствие заражения глохидиями у жилой формы малоротой корюшки, выловленной в оз. Азабачье при одновременно высокой зараженности ее копеподами. В протоке зараженность глохидиями, напротив, довольно высока (до 30%), а зараженность рачками падает. Однако у трехиглой колюшки показатели зараженности соответствовали данным О. Коупа (Cope, 1959): высокая зараженность глохидиями сопровождалась высокой зараженностью рачками. Интенсивность зараженности аборигенной и заходящей молоди нерки копеподами была достаточно высокой как в протоке, так и в самом озере — 50—70% и 17—20% соответственно (Буторина, Шедько, 1989; Шедько, 1993; наши данные). Зараженность же глохидиями в обоих случаях была очень низкой. Отмеченная

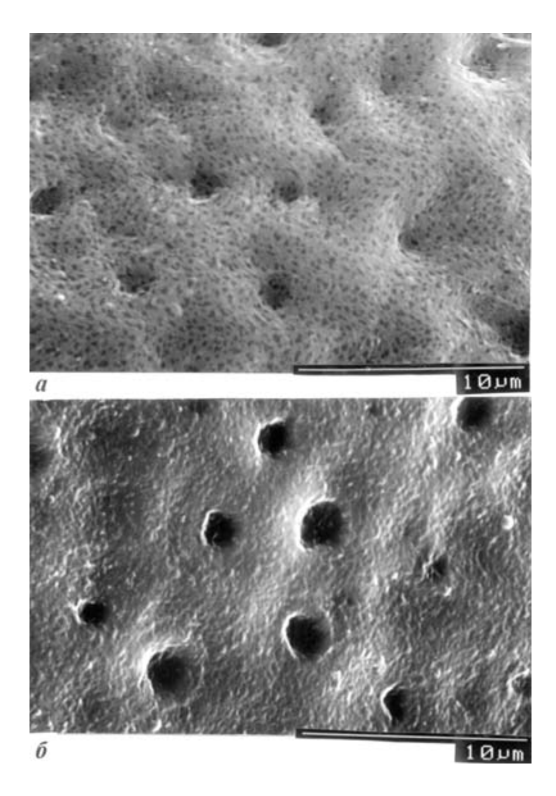


Рис. 5. Наружная поверхность створки глохидия: *а* — *Beringiana compressa*; *б* — *Beringiana* sp. Сканирующий электронный микроскоп.

Fig. 5. Exteriol surface of the glochidial valve: *a* — *Beringiana compressa*; *б* — *Beringiana* sp. Scanning electron microscopy.

нами видоспецифичность глохидиев *B. youkonensis*, скорее всего, связана не столько с антагонизмом с копеподами рода *Ergasilus*, сколько с особенностями биологии рыб-хозяев.

Наиболее высокие значения показателей зараженности рыб глохидиями отмечены нами в июне–августе (с максимумом в июле), в сентябре глохидии встречались единично, в октябре — не обнаружены (табл. 2). Подобная закономерность была выявлена ранее Т. Е. Буториной (1978).

Благодарности

Работа поддержана Biological Science Directorate (Biotic Surveys and Inventories Program), International Program Division of the U. S. National Foundation, гранты DEB-9400821 и DEB-9505031, Theodore W. Pietsch, principal investigator; а также Japan Society for the Promotion of Science, грант BSAR-401, Kunio Amaoka, principal investigator.

Мы выражаем свою сердечную признательность В. В. Богатову (Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток) за помощь в определении раковин моллюсков и Масахиро Охара (Masahiro Ôhara, Hokkaido University, Japan) за помощь в работе на сканирующем электронном микроскопе.

Антонова Л. А. Возможности определения зрелых глохидиев массовых европейских видов Unionidae и Anodontinae (Bivalvia Unionidae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1986. — **148**. — С. 46–53.

Антонова Л. А., Старобогатов Я. И. Родовые отличия глохидиев наяд (Bivalvia Unionoidea) фауны СССР и вопросы эволюции глохидиев // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1988. — **187**. — С. 129–154.

Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ. — М. : Мир, 1982. — 488 с.

Буторина Т. Е. Зоологический анализ паразитофауны гольцов (рода Salvelinus) рек Камчатки и Охоты : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ДВПИ, 1978. — 22 с.

Буторина Т. Е. Экологический анализ паразитофауны гольцов (Salvelinus) реки Камчатки // Коновалов С. М. Популяционная биология и систематика лососевых. — Владивосток : ИБМ ДВНЦ АН СССР, 1980. — С. 65–81.

Буторина Т. Е., Шедько М. Б. Об использовании паразитов-индикаторов для дифференциации молоди нерки в озере Азабачье (Камчатка) // Паразитология. — 1989. — **23**, № 4. — С. 302–308.

Затравкин М. Н. Unionoidea фауны СССР и их роль как промежуточных хозяев и элиминаторов трематод // Лихарев И. М. Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения. — Л. : Наука, 1983. — Сб. № 7. — С. 40–44.

Затравкин М. Н., Богатов В. В. Крупные двустворчатые моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1987. — 153 с.

Карманова И. В. Паразиты тихоокеанских лососей в эпизоотической обстановке паразитозов в бассейне реки Паратунки (Камчатка) : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский, 1998. — 24 с.

Коновалов С. М. Дифференциация локальных стад нерки Oncorhynchus nerka (Walbaum). — Л. : Наука, 1971. — 229 с.

Логвиненко Б. М., Старобогатов Я. И. Кривизна фронтального сечения створки как систематический признак у двустворчатых моллюсков // Науч. докл. высш. шк. Сер. биол. наук. — 1971. — **5**. — С. 7–10.

Пугачев О. Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии. — Л. : Зоол. ин-т АН СССР, 1984. — 156 с.

Саенко Е. М. Морфология глохидиев Kunashiria haconensis (Iher.) (Bivalvia, Unionidae) // Бюл. Дальневосточного малаколог. об-ва. — 1999 а. — Вып. 3. — С. 31–37.

Саенко Е. М. К вопросу о видовых и родовых признаках глохидиев // Кудряшов В. А. II Региональная конференция по актуальным проблемам морской биологии, экологии и биотехнологии : Тез. докл. — Владивосток : ДВГУ, 1999 б. — С. 124–126.

Саенко Е. М., Богатов В. В. Пресноводные двустворчатые моллюски семейств Margaritiferidae и Unionidae Курильских островов // Кудряшов В. А. Региональная конференция по актуальным проблемам морской биологии и экологии : Тез. докл. — Владивосток: ДВГУ, 1998 а. — С. 114–115.

Саенко Е. М., Богатов В. В. Новый вид рода Beringiana (Bivalvia, Unionidae) с острова Парамушир (северные Курильские острова) // Зоол. журн. — 1998 б. — **77**, № 12. — С. 1414–1418.

Скарлато О. А., Старобогатов Я. И., Антонов Н. И. Морфология раковины и микроанатомия // Труды Зоол. ин-та АН СССР. — 1990. — **219**. — С. 4–31.

Шедько М. Б. Условия нагула молоди Oncorhynchus nerka (Walb.) в озере Азабачьем в свете паразитологических данных // Корсунов В. М. IV Симпозиум по паразитам и болезням рыб и гидробионтов Ледовитоморской провинции : Тез. докл. — Улан-Удэ, 1993. — С. 36–37.

Bogatov V. V., Sayenko E. M., Starobogatov Ia. I. Anodontine bivalves of the genus Kunashiria Starobogatov from Southern Kurile Islands, with descriptions of two new species // Ruthenica. — 1999. — **9**, N 1. — P. 57–62.

Cope O. B. New parasite records from stickleback and salmon in an Alaska stream // Trans. American Microscope Society. — 1959. — N 78. — P. 157–162.

Giusti F. The minute shell structure of the glochidium of some species of the genera Unio, Potomida and Anodonta (Bivalvia, Unionacea) // Malacologia. — 1973. — N 14. — P. 291–301.

Hoggarth M. A. The use of glochidia in the systematics of the Unionidae (Mollusca: Bivalvia). — Ph. D. dissertation, Ohio State University, Columbus, 1988. — 240 p.

Hoggarth M. A. Descriptions of some of the glochidia of the Unionidae (Mollusca: Bivalvia) // Malacologia. — 1999. — **41**, N 1. — P. 1–118.

Inaba S. A preliminary note on the glochidia of Japanese freshwater mussels // Annot. Zool. Japon. — 1941. — **20**, N 1. — P. 14–23.

Kondo T., Yamashita J. Morphology of the glochidium of Pseudodon omiensis Heimburg // Venus. — 1980. — **39**, N 3. — P. 187–189.

Kwon O.-K., Park G.-M., Lee J.-S., Song H.-B. Scanning electron microscope studies of the minute shell structure of glochidia of three species of Unionidae (Bivalvia) from Korea // Malacological Review. — 1993. — **26**, N 1–2. — P. 63–70.

Rand T. G., Wiles M. Species differentiation of the glochidia of Anodonta cataracta Say, 1817 and Anodonta implicata Say, 1829 (Mollusca: Unionidae) by scanning electron microscopy // Canad. J. Zool. — 1982. — N 60. — P. 1722–1727.

Sayenko E. M., Ohara M. The minute shell structure of the glochidia of three species of Unionidae (Bivalvia) from the Kuril Islands // Ruthenica (in press).

Wilson C. B. North American parasitic Copepods belonging to the family Ergasilidae // Proceedings of the U. S. National Museum. — 1911. — **39**. — P. 263–400.

Wiles M. The glochidia of certain Unionidae (Mollusca) in Nova Scotia and their fish hosts // Canad. J. Zool. — 1975. — **53**. — P. 33–41.